

Министерство науки и высшего образования РФ  
Правительство города Севастополя  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр  
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»  
Всероссийское гидробиологическое общество при Российской академии наук  
Русское географическое общество  
Паразитологическое общество при Российской академии наук

# Изучение водных и наземных экосистем: история и современность

Международная научная конференция, посвящённая 150-летию  
Севастопольской биологической станции —  
Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского  
и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий»

Тезисы докладов

13–18 сентября 2021 г.  
Севастополь, Российская Федерация

Севастополь  
ФИЦ ИНБЮМ  
2021

## **Парадоксы биоэнергетики низших позвоночных**

**Солдатов А. А.**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

[alekssoldatov@yandex.ru](mailto:alekssoldatov@yandex.ru)

Базальные скорости метаболизма у пойкилотермов в 6–10 раз ниже, чем у гомойотермных организмов, при равных температурных условиях и весовых характеристиках животных [Савина, 1992]. Различия в активном обмене составляют 5–15 раз [Bennett, 1978]. Они сохраняются не только на организменном, но и на тканевом уровнях. При этом клеточные системы обеих групп поддерживают сходные трансмембранные градиенты по  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ , что позволяет говорить о более высокой функциональной эффективности пойкилотермов [Buck, Hochachka, 1993 ; Johansson, Nilsson, 1995 ; Knickerbocker et al., 2001]. Считается, что это определяется более низкой плотностью  $\text{Na}^+$ - и  $\text{K}^+$ -каналов на цитоплазматических мембранах, что снижает энергетические траты на поддержание трансмембранного градиента (метаболический апест) [Doll et al., 1993 ; Hochachka, Somero, 2002 ; Hulbert et al., 2002]. Однако количество митохондрий, плотность капиллярной сети в мышцах и напряжение кислорода в артериальной крови у пойкилотермов либо сопоставимы, либо превышают величины, известные для млекопитающих [Hochachka, Lutz, 2001 ; McKenzie et al., 2004 ; Soldatov, 2006 ; Bickler, Buck, 2007]. Причины, лежащие в основе данного парадокса, до конца не определены.

В настоящей работе проводится сравнительная оценка кислородных режимов мышечной ткани млекопитающих и рыб, а также предлагаются новые варианты объяснения существующих противоречий. Акцент делается на двух группах показателей, которые при устойчивых состояниях организма должны быть сбалансированы:

- напряжении кислорода в артериальной ( $P_a\text{O}_2$ ), венозной крови ( $P_v\text{O}_2$ ) и тканевых структурах ( $P_m\text{O}_2$ );
- скоростях транспорта кислорода кровью ( $V_a\text{O}_2$ ,  $V_v\text{O}_2$ ) и утилизации его тканями ( $V_m\text{O}_2$ ).

Первая группа параметров ответственна за скорости диффузии кислорода в тканевых структурах, вторая — за величины  $P\text{O}_2$  в крови и тканях.

Сравнительная оценка показала, что величины  $P_a\text{O}_2$  и  $P_v\text{O}_2$  у млекопитающих и пелагических рыб оказались близкими. В то же время у представителей донной ихтиофауны они были почти в 2 раза ниже. Несмотря на совпадение значений указанных величин у млекопитающих и представителей пелагической ихтиофауны, напряжение кислорода в скелетных мышцах ( $P_m\text{O}_2$ ) рыб было более чем в 3 раза ниже. У донных видов различия достигали 5–6 раз. Они были выявлены в сравнении не только с млекопитающими, но и с рептилиями, птицами и амфибиями, у которых  $P\text{O}_2$  находилось в пределах 38–48 гПа.

Низкие диффузионные характеристики гистогематического барьера являются более вероятным объяснением выявленного феномена. Об этом свидетельствует достаточно высокий градиент напряжений кислорода (46–57 гПа), существующий между кровью и скелетными мышцами ( $P_{c-m}\text{O}_2$ ) у пелагических рыб, что отражает напряжённый характер диффузии газа в их тканях.

Сравнительные исследования показали, что кислородная ёмкость крови у рыб ниже, чем у высших позвоночных, и прямо связана с естественной подвижностью вида. Число же функционирующих капиллярных единиц в скелетных мышцах птиц, млекопитающих и рыб, напротив, практи-

чески одинаково. Это позволяет ожидать и близких значений тканевого кровотока. В настоящей работе кровотоки в красных и белых мышцах был определён методом  $H_2$ -клиренса. На основании полученных значений затем была рассчитана средневзвешенная величина, определяемая с учётом процентного содержания соответствующих групп мышц в теле рыб. Результаты, полученные для пелагических видов, практически совпали с таковыми для млекопитающих. При сходных величинах массопереноса кислорода в скелетных мышцах млекопитающих и рыб утилизация его ( $V_mO_2$ ) имела существенные отличия. У пелагических видов она была в 2–6 раз ниже.

Диффузионную способность скелетных мышц по отношению к кислороду ( $D_mO_2$ ) оценивали как количество потреблённого кислорода ( $V_mO_2$ ) в расчёте на единицу (1 гПа) диффузионного градиента. У рыб она составила  $0,0014\text{--}0,0055 \text{ мл } O_2 \cdot \text{мин}^{-1} \cdot 100 \text{ г}^{-1} \cdot \text{гПа}^{-1}$ , что в 2–21 раз ниже, чем у млекопитающих.

О том, что стенка капилляров у рыб способна значительно лимитировать диффузию кислорода, ранее уже высказывались предположения [Rasio et al., 1992]. Однако более поздние работы констатировали обратное: проницаемость капилляров у рыб оказалась почти в 10 раз выше, чем у млекопитающих [Nichols, 1987]. В них были обнаружены крупные отверстия и разрывы [Riehl, 1983], позволяющие легко преодолевать барьер многим высокомолекулярным соединениям, в частности белкам [Nichols, 1987] и даже эритроцитам [Nikinmaa et al., 1981]. Это означает, что стенка капилляра у рыб не может ограничивать диффузию кислорода в ткань.

Исследования, выполненные на икринках выюна [Березовский, Сушко, 1984], позволили выявить иную причину низких значений  $P_mO_2$  у рыб. При проколе микроэлектродом оболочки икринки был зарегистрирован значительный скачок  $PO_2$  — около 48 гПа. Это позволяет выдвинуть предположение о том, что основным фактором, ограничивающим диффузию кислорода в мышцах рыб, являются не капилляры, а низкие диффузионные характеристики мембранных структур клеток. К подобному заключению приходят и другие исследователи [Hills et al., 1982]. Сравнительная оценка текучести цитоплазматических и митохондриальных мембран пойкилотермных организмов (рептилии) и млекопитающих продемонстрировала, что у первых она была ниже [Brand et al., 1991]. Показана также высокая плотность мембран эритроцитов миноги в сравнении с таковыми амфибий и млекопитающих [Забелинский и др., 2014]. Осложнять диффузию кислорода в тканях первичноводных организмов может и высокое содержание воды. Известно, что растворимость кислорода в липидах в 4 раза выше, чем в оводненной цитоплазме [Londrville, Sidell, 1990]. Если принять во внимание эти факты, становятся понятными причины высокой плотности капилляров и митохондрий в скелетных мышцах различных систематических групп рыб. Это, в свою очередь, позволяет говорить о том, что одним из путей совершенствования кислородного режима тканей в ряду позвоночных является, скорее, повышение диффузионных характеристик мембранных структур их клеток.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ № 121041400077-1 и при частичной поддержке проекта РФФИ № 20-04-00037.*